

ÉCOLOGIE DESCRIPTIVE ET EXPÉRIMENTALE
DU GENRE ERYNGIUM.

Par Jean-Marie TURMEL.

La grande diversité morphologique et anatomique des espèces du genre *Eryngium* est due non seulement aux règles qui commandent l'évolution du genre mais aussi aux conditions écologiques auxquelles sont soumises ces plantes. En effet les conditions édaphiques et climatiques sont extrêmement variables sur toute l'aire du genre.

Le principal facteur limitatif de l'aire de répartition du genre est la température : si l'on compare la limite Nord du genre et le réseau d'isothermes, non pas annuel, mais du mois le plus froid (janvier hémisphère Nord et juillet hémisphère Sud) on constate dans l'ancien monde une concordance très précise entre l'isotherme $+ 5^{\circ}$ et la limite extrême du genre donnée par l'*E. planum* dans le Turkestan, la Russie, l'Europe-centrale, par l'*E. maritimum* sur les côtes de la Baltique, le Sud de la Scandinavie, les Feroë. L'*E. yuccaeifolium* pour les provinces de l'Est et du Centre de l'Amérique du Nord et l'*E. articulatum* pour les territoires de la côte Ouest reportent dans le Nouveau-monde la limite du genre sur une ligne voisine de l'isotherme $+ 2^{\circ}$.

De même en ce qui concerne la limite de l'extrême Sud c'est encore l'isotherme d'hiver de $+ 5^{\circ}$ qui semble le mieux correspondre aux extensions extrêmes des espèces d'Australie, Nouvelle-Zélande (*E. vesiculosum*) ainsi qu'à celles des espèces de l'Amérique du Sud (Chili, *E. depressum*, Pampas : *E. horridum*).

Au contraire la pluviosité semble bien n'intervenir qu'assez peu dans la détermination des limites extrêmes du genre. En effet on trouve des espèces (*E. pulchellum*, *anomalum*, *macranthum*) qui s'accroissent dans des pays dont la pluviosité est de quelques dizaines de millimètres de pluie (Chili septentrional : Iquique 1 mm, Refresco 9,2 mm, Caldera 14 mm), alors qu'au Mexique des régions où vivent beaucoup d'*Eryngium* (*E. globosum*, *schiedeanum*, *confusum*, *gracile*...) reçoivent plus de 1 m de pluie annuelle (Tepic 1231 mm ; Guadalajara 1012 mm ; Acapulco 1380 mm ; Vera-Cruz 1532 mm.). En Europe même, les variations sont aussi considérables et de l'Espagne (300 mm) à la Bosnie-Herzégovine (2.000 mm) les précipitations sont sensiblement dans la proportion de 1 à 6.

La répartition des espèces localisées le plus souvent sur des aires

ÉCOLOGIE DESCRIPTIVE ET EXPÉRIMENTALE
DU GENRE ERYNGIUM.

Par Jean-Marie TURMEL.

La grande diversité morphologique et anatomique des espèces du genre *Eryngium* est due non seulement aux règles qui commandent l'évolution du genre mais aussi aux conditions écologiques auxquelles sont soumises ces plantes. En effet les conditions édaphiques et climatiques sont extrêmement variables sur toute l'aire du genre.

Le principal facteur limitatif de l'aire de répartition du genre est la température : si l'on compare la limite Nord du genre et le réseau d'isothermes, non pas annuel, mais du mois le plus froid (janvier hémisphère Nord et juillet hémisphère Sud) on constate dans l'ancien monde une concordance très précise entre l'isotherme $+ 5^{\circ}$ et la limite extrême du genre donnée par l'*E. planum* dans le Turkestan, la Russie, l'Europe-centrale, par l'*E. maritimum* sur les côtes de la Baltique, le Sud de la Scandinavie, les Feroë. L'*E. yuccaeifolium* pour les provinces de l'Est et du Centre de l'Amérique du Nord et l'*E. articulatum* pour les territoires de la côte Ouest reportent dans le Nouveau-monde la limite du genre sur une ligne voisine de l'isotherme $+ 2^{\circ}$.

De même en ce qui concerne la limite de l'extrême Sud c'est encore l'isotherme d'hiver de $+ 5^{\circ}$ qui semble le mieux correspondre aux extensions extrêmes des espèces d'Australie, Nouvelle-Zélande (*E. vesiculosum*) ainsi qu'à celles des espèces de l'Amérique du Sud (Chili, *E. depressum*, Pampas : *E. horridum*).

Au contraire la pluviosité semble bien n'intervenir qu'assez peu dans la détermination des limites extrêmes du genre. En effet on trouve des espèces (*E. pulchellum*, *anomalum*, *macranthum*) qui s'accroissent dans des pays dont la pluviosité est de quelques dizaines de millimètres de pluie (Chili septentrional : Iquique 1 mm, Refresco 9,2 mm, Caldera 14 mm), alors qu'au Mexique des régions où vivent beaucoup d'*Eryngium* (*E. globosum*, *schiedeanum*, *confusum*, *gracile*...) reçoivent plus de 1 m de pluie annuelle (Tepic 1231 mm ; Guadalajara 1012 mm ; Acapulco 1380 mm ; Vera-Cruz 1532 mm.). En Europe même, les variations sont aussi considérables et de l'Espagne (300 mm) à la Bosnie-Herzégovine (2.000 mm) les précipitations sont sensiblement dans la proportion de 1 à 6.

La répartition des espèces localisées le plus souvent sur des aires

assez restreintes semble non seulement tributaire d'une climatologie plus stricte mais également de conditions édaphiques précises.

A titre d'exemple je prendrai l'*E. maritimum*, dont l'aire de répartition est très caractéristique : les côtes sableuses européennes et méditerranéennes. Cette aire de répartition indique tout de suite que les facteurs édaphiques jouent le rôle prépondérant et non la climatologie.

En effet seules les températures trop basses du Nord de l'Europe et celles trop élevées qui règnent dans le golfe de la Grande Syrte semblent être les facteurs limitatifs de l'aire de répartition de cette espèce au Nord et au Sud ; la culture expérimentale de cette espèce dans de nombreux jardins botaniques a prouvé que l'*E. maritimum* peut se contenter des climats de toute l'Europe. Par contre les qualités du sol ne lui sont pas indifférentes et l'on constate dans le port, la fréquence d'apparition des hampes florales et la morphologie des souches des variations non négligeables lorsque les milieux édaphiques sont différents.

En culture, en jardin botanique les hampes de l'*E. maritimum* sont de dimensions plus importantes qu'à l'état naturel ; leur port n'est plus complètement érigé et une plus ou moins grande longueur de la base de la hampe florale est couchée sur le sol. Ses rameaux primaires partant de la partie horizontale sont complètement verticaux alors que ceux insérés sur l'axe redressé, sont à 45° par rapport à la verticale. Cette morphologie est fréquente lorsque l'humidité est trop grande et que en conséquence les éléments de soutien sont en petit nombre à la base de la hampe florale. Les stations où vit ordinairement l'*E. maritimum* sont relativement très sèches à cause de la très grande perméabilité du sol de ces stations.

D'autre part la fréquence des floraisons qui est de l'ordre de une tous les trois ans à l'état naturel (vérification faite tant par l'examen des souches que par la numération des pieds fleuris (1/3) et non fleuris (2/3) au cours d'une même période) est dans les jardins botaniques beaucoup plus grande puisque les pieds fleurissent presque tous les ans.

Mais c'est surtout sur les organes souterrains que les modifications sont les plus importantes.

En effet cette plante dont le type biologique correspond aux hémicryptophytes possède des tiges souterraines de longueur extrêmement variable ainsi que l'ont déjà souligné Aug. PYT. DE CANDOLLE (1), J. DANIEL (2), J. MASSART (4) et J.-M. TURMEL (5, 6). Tout d'abord, quelque soit la longueur de ces tiges, leur verticalité est absolue ; la tige apparaît comme un organe cylindrique d'environ 1-2 cm de diamètre divisé par un grand nombre de bourrelets disposés très irrégulièrement sur toute la tige formant ainsi des segments de longueur variée (1 mm à 20 cm). Ces différences dans la disposition des

des bourrelets (cicatrices des feuilles des années passées) sont dues aux conditions édaphiques annuelles qui influent sur la croissance saisonnière. En effet dans les stations où poussent les *E. maritimum*:

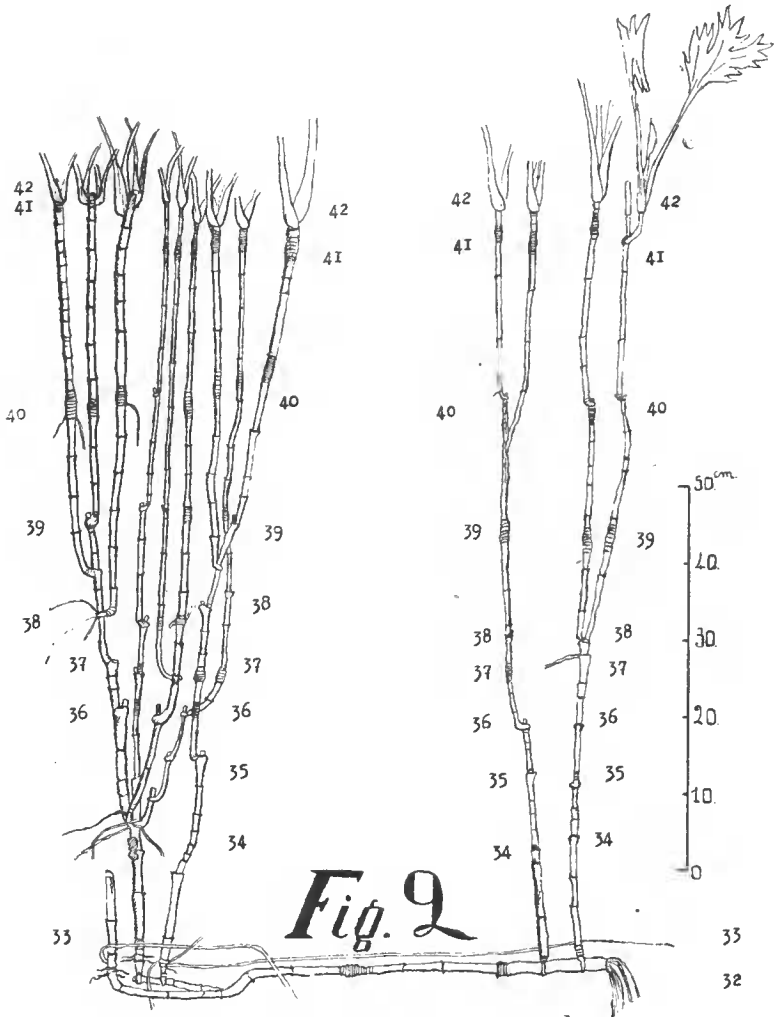


FIG. 2. — Très grosse souche d'*E. maritimum* provenant d'une bouture naturelle. L'organe horizontal est un fragment de tige apporté par la mer et découvert à plus de 1,20 m au-dessous du niveau du sol dans les débris d'une ancienne laisse de mer. On peut, grâce aux cicatrices des multiples hampes florales et des séries de cicatrices foliaires compter les années et apprécier la vitesse de croissance. On en déduit que le bouturage s'est fait en 1933. Résultat confirmé par l'étude des différentes couches de sable formant le milieu où vivait cette espèce. Phare d'Agon (Manche), été 1942. Un fragment de cette souche a été représenté dans la figure n° 1.

il se produit ordinairement pendant la période d'hiver un ensablement de hauteur variable. Cet ensablement est compensé au printemps par un allongement de la tige de longueur égale à l'épaisseur de l'ensablement grâce à la faculté remarquable de cette plante de maintenir facilement ses bourgeons au niveau du sol (fig. n^{os} 1 et 2). Cette croissance se fait soit à partir du bourgeon terminal si l'été d'avant il n'y a pas eu de hampe florale soit à partir d'un bourgeon latéral et dans ce cas il peut alors y avoir plusieurs bourgeons qui se développent simultanément ; on constate alors que plusieurs tiges croissent parallèlement sur une plus ou moins grande longueur : j'ai ainsi retrouvé un sujet donnant 35 tiges toutes serrées les unes à côté des autres formant une touffe cylindrique n'ayant pas 20 cm. de diamètre.

Expérimentalement j'ai repris l'étude de cette croissance en recouvrant de jeunes pieds et des plantes adultes ayant déjà fleuri de couches de sables d'épaisseurs connues. En contrôlant rigoureusement les variations du niveau du sol, j'ai pu reproduire toutes les modalités de croissance que l'on constate sur les pieds poussant dans la nature. Les dessins de la figure n^o 3 montrent les résultats obtenus expérimentalement quand on fait varier les conditions écologiques de chaque station c'est-à-dire ici la hauteur d'ensablement. Les dessins A, C et D reproduisent la croissance des *E. maritimum* dans une station de dune presque fixée sans ensablement ou presque. La réaction de cette espèce à un moyen ensablement est donnée par la figure B, les entre-nœuds de la tige souterraine sont beaucoup plus longs mais on trouve encore l'insertion des feuilles entourant la base de la tige sur une petite longueur, ce qui implique une série de nœuds serrés sur la tige. Le dessin E montre enfin la réaction d'un *E. maritimum* non seulement à un ensablement très important pendant la période hivernale mais encore pendant le printemps : les feuilles de la base de la hampe florale sont espacées de plusieurs centimètres les unes des autres.

J'ai cependant constaté sur les sujets qui subissaient peu d'ensablement au cours de plusieurs années consécutives une très légère croissance des tiges souterraines qui sortent alors légèrement de terre ; ce qui peut être une cause de la position couchée des hampes florales des *Eryngium* vivant dans les jardins botaniques.

D'autre part on a expérimentalement abaissé le niveau du sol autour de sujets en place pour ne troubler en rien leur biologie autrement que par les modalités de l'expérience en cours ; dans tous les cas la partie de la souche qui est à l'air se dessèche et meurt assez rapidement faute de tissus de protection ; en effet les conditions auxquelles sont soumises alors ces tiges sont beaucoup plus difficiles : écart thermique plus grand degré hygrométrique variable mais très faible pendant le jour, conditions qui s'opposent radicalement à

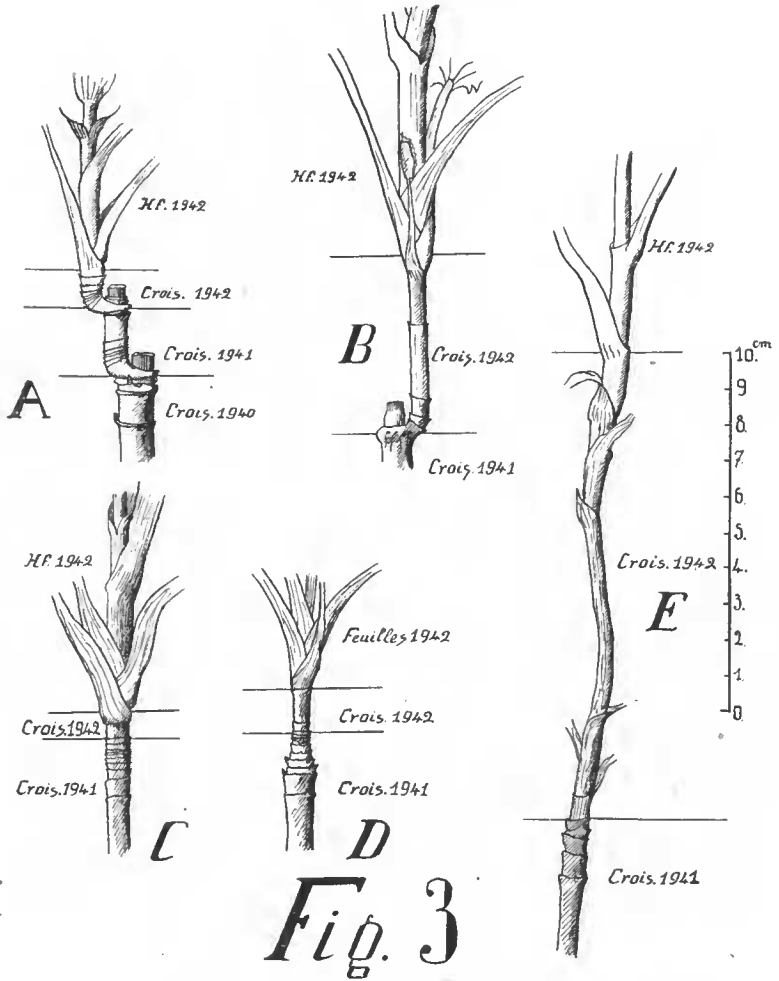


Fig. 3

FIG. 3. — Culture expérimentale d'*E. maritimum* : étude des sujets, septembre 1942, Agon (Manche).

A — Échantillon suivi pendant 3 ans et n'ayant subi chaque année qu'un faible ensablement expérimental (2 et 1 cm) ; ayant fleuri en 1940, 1941 et 1942.

B — Pied ayant fleuri en 1941 et 1942 et ayant donné une tige souterraine de 5 cm. après un ensablement expérimental correspondant.

C — Échantillon florifère en 1942 stérile en 1941 et ayant subi un ensablement expérimental très faible (1 cm.) en 1942.

D — Échantillon stérile en 1941 et 1942 enfoui expérimentalement d'environ 1 cm. en 1942.

E — Pied stérile en 1941, fertile en 1942 et ayant donné une tige souterraine de 13 cm. par suite d'un enfouissement expérimental très important.

Les traits horizontaux correspondent aux diverses hauteurs d'ensablement suivant les années. L'échelle est valable pour les 5 dessins.

celles qui existent ordinairement dans les couches de sables où vivent les *E. maritimum*.

Il ne vient d'être question que d'un seul facteur édaphique ; bien d'autres agissent également sur la répartition des végétaux mais ils ont un rôle beaucoup moins important dans le cas de l'*E. maritimum*.

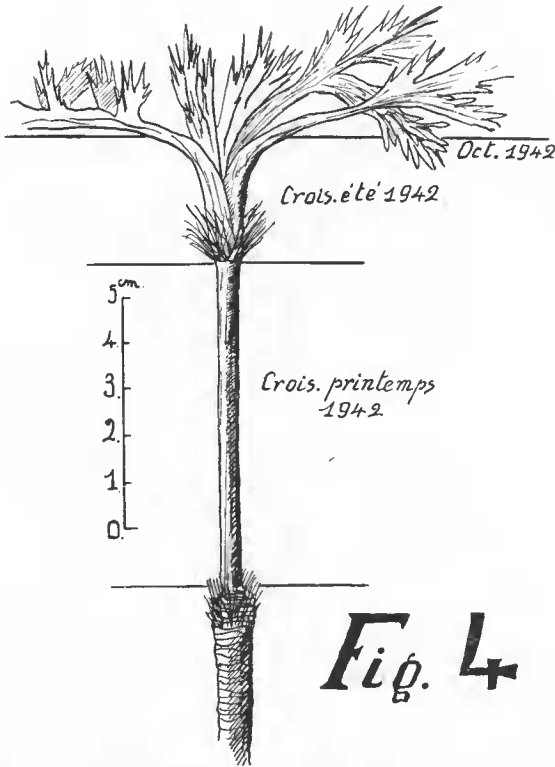
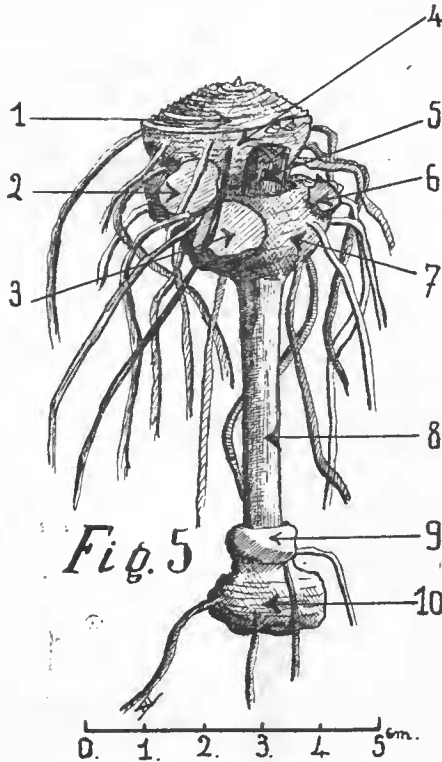


FIG. 4. — Pied d'*E. campestris* ensablé expérimentalement pendant l'hiver 1941-42 de 7 cm. et après une première croissance printanière recouvert à nouveau de 3 cm., ce qui a provoqué un deuxième allongement de la tige souterraine pendant l'été 1942, Agon (Manche).

La structure du sol joue encore un rôle non négligeable dans la répartition de cette espèce grâce à la mobilité des sables ; en effet cette mobilité à laquelle l'*E. maritimum* réagit avec beaucoup d'aisance, est par contre fortement nuisible à beaucoup d'espèces. De ce fait la concurrence des autres végétaux diminue dans les *dunes mobiles* permettant à l'*E. maritimum* son complet épanouissement, alors que sa culture dans les *dunes fixées* (dans un sol physiquement et même chimiquement assez voisin) montre un dépé-

rissement des sujets par suite de la concurrence des autres végétaux qui l'enserrent et l'étouffent.

Au point de vue chimique la nature du sol semble agir assez peu



10. 5. — Souche d'*E. ebracteatum* provenant de l'École de Botanique du Muséum.

1) Plateau décortiqué formant la partie supérieure du tubercule fonctionnel des années 1941-42.

2, 3, 6) Sections de 3 tubercules de l'année 1942 enlevés pour montrer la disposition générale.

4) Tubercule fonctionnel des années 1941-42.

5) Restes de la hampe florale de l'année 1940.

7) Tubercule des années 1938-39-40.

8) Tige résultant de la mise de niveau en 1938.

9) Tubercule de l'année 1937, stérile.

10) Tubercule des années 1936 et 35, stérile.

puisque l'on peut trouver cette espèce aussi bien sur des sols très calcaires (îles des Glénans 45 %) que sur des sols siliceux (cap Ferret, plage 90 %). Les valeurs du pH montrent aussi une assez grande variation puisque j'ai pu relever des pH de 8,4-8-7,5 — pour des

stations de dunes du Cotentin et de la côte Atlantique. Cependant Foussard (4) pense que le pH optimum devrait être entre 8 et 9 ; la teneur en calcaire de 0 à 11 % avec quelques sujets pouvant supporter jusqu'à 23 % ; enfin ce même auteur pense que les sols où vit l'*E. maritimum* ont de 0 à 5 % de chlorure de Sodium. Des cultures ont montré que l'absence totale de sel n'empêchait aucunement sa croissance de même que l'apport de cet élément.

J'ai également regardé à titre de comparaison le comportement de l'*E. campestre* L. vis-à-vis du principal facteur édaphique : l'ensablement. L'*E. campestre* peut lui aussi vivre dans des dunes non loin de l'*E. maritimum* : il n'est pas localisé dans les *dunes mobiles* mais au contraire dans les *dunes fixées*. D'abord mieux armé contre l'environnement par ses feuilles âgées bien appliquées sur le sol, il possède aussi une gaine de fibres qui protège le bourgeon pendant toute la période où les feuilles sont absentes. Cette protection du bourgeon terminal fait défaut chez l'*E. maritimum*. Les réactions de l'*E. campestre* à l'ensablement sont assez différentes du précédent ; en effet même sous faible épaisseur presque tous les sujets périssent rapidement. Le bourgeon assez mal protégé contre les sables qui s'infiltrent entre les bases des feuilles et les écailles est détruit peu à peu, faisant ainsi mourir le sujet. De rares individus réussissent à se développer et alors présentent une tige souterraine assez analogue à celle des *E. maritimum* (fig. n° 4). Les phénomènes de baisse de niveau ont donné les mêmes résultats pour les deux espèces : mort des organes souterrains mis à nu ; mais comme l'*E. campestre* il n'a pas de tiges souterraines ou presque, ce sont les racines qui sont mises à nu et tout le sujet disparaît.

Enfin il faut signaler la réaction en culture d'un *Eryngium* sud-américain (*E. ebracteatum* Lam.) à une expérience fortuite de mise de niveau. Cette espèce qui n'a pas de racine pivotante à l'état adulte possède comme organes souterrains des rhizomes presque horizontaux portant de petites racines adventives et des sortes de tubercules d'où partent des bouquets de feuilles fortement serrées les unes autour des autres ; la croissance d'un tubercule s'arrête quand la plante donne une hampe florale et il apparaît alors de nouveaux tubercules latéraux. Dans le cas présent (fig. n° 5) au-dessus des tubercules 10 et 9 se dresse une petite colonette de 6-7 cm de long et de 1 cm à peine de large qui est une tige souterraine : elle provient de la mise de niveau, les tubercules ayant été trop profondément enterrés, la plante s'est mise elle-même à la hauteur où elle devait vivre. Les tubercules 1 (2, 3 et 6 non dessinés) sont tous les quatre au niveau du sol.

Ainsi l'étude expérimentale de la croissance de ces espèces et l'examen de leurs souches ayant vécu à l'état naturel permettent de retrouver les mêmes réactions à certains facteurs édaphiques malgré

les grandes différences morphologiques qui existent entre des espèces assez éloignées dans la classification.

Enfin la constance de ces réactions permet d'autre part de retrouver les phénomènes auxquels la plante a été soumise pendant toute sa croissance, ce qui permet bien souvent de déterminer l'âge des individus examinés.

Laboratoire de Culture du Muséum.

BIBLIOGRAPHIE

1. CANDOLLE (Aug. PYT. de). — Organographie végétale, Paris, 1877.
2. DANIEL (J.). — Influence du mode de vie sur la structure secondaire des Dicotylédones. Croissance et âge des plantes. Thèse 1916.
3. FOUSSARD (H.). — Contribution à l'étude de la végétation des sables maritimes de la presqu'île Guérandaise, Nantes, 1952. *Bull. Soc. Nat. Ouest France*, 6^e série, t. II, 1952.
4. MASSART (J.). — Comment les plantes vivaces maintiennent leur niveau souterrain. *Bull. Jard. Bot. de l'Etat*, vol. I, fasc. 4, Bruxelles, 1903.
5. TURMEL (J.-M.). — Multiplication végétative des *Eryngium*. II. Bouturage de l'*Eryngium maritimum* L., *Bull. Soc. Bot. Fr.* t. 94, pp. 138-42, 1947.
6. TURMEL (J.-M.) et BELVAL (H.). — Sur la biologie du Genre *Eryngium*. I. *Eryngium maritimum* L., *Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. 89, pp. 261-3, 1942.